Colloques internationaux du C.N.R.S.
N° 303. — MIGRATIONS ORGANO-MINÉRALES
DANS LES SOLS TEMPÉRÉS

CONTRIBUTION DES LOMBRICIENS AUX MIGRATIONS D'ÉLÉMENTS DANS LES SOLS TEMPÉRÉS

M. B. BOUCHE*

RESUME. – Le rôle des Lombriciens (épigés, endogés et anéciques) dans la migration des éléments dans les sols est étudié. Ce rôle peut être : d'ordre physique (brassages et dilacération répétés par ingestions successives, mouvements dans le sol, mouvements de sol avec réorganisation spatiale du matériel ingéré), d'ordre biochimique (apport d'azote au sol sous forme de cadavres, excrétions, etc.). L'ensemble de ces actions modifie directement ou indirectement les conditions de migration des éléments dans les sols, en affectant les mouvements de fluides, le niveau d'activité microbienne et par là même, le type d'humification.

SUMMARY. – The role of earthworms may be of a physical nature – through mashings and repeated microfragmentation by successive ingestions, movements in the soils, and soil movements with translocation of the ingested materiel ; or of a biochemical nature – the provision of nitrogen to the soil in the form of dead bodies, excretions and so on. . . All these actions modify directly or indirectly the conditions of the migrations of the elements in the soils by influencing the movement of fluids, the level of bacterial activity and thus the type of humification.

ZUSAMMENFASSUNG. – Beobachtet wird hier der Einfluss der Regenwürmer auf die Bewegungen der Elementen in den Böden. Dieser kann physisch (durch aufeinanderfolgende Einnehmungen, Fortbewegungen, Bodenbewegungen mit derauffolgenden räumlichen Umgestaltungen des eingenommenen Materials), biochemisch (Herbeiführung von Stickstoff in Form von Kadavern, Exkrementen) vorgehen. Direkt oder indirekt verändern diese Tätigkeiten die Bewegungsbedingungen der Elemente in den Böden, durch Beeinflussung der Bewegungen von Flüssigkeiten, der Aktivität der Mikroorganismen, und dadurch sogar der Humifizierung.

I. INTRODUCTION

Les vers de terre ou lombriciens jouent dans la migration des éléments organiques ou/et minéraux des sols tempérés un rôle considérable quoique largement méconnu. Si Darwin (1881) a, par une synthèse remarquable pour son temps, attiré l'attention sur le paramètre "lombricien" dans les sols, il faut bien reconnaître que ce paramètre a été fort mal pratiqué, voire ignoré, dans les études modernes.

Le but de cet article est de donner, aussi correctement que possible en l'état actuel de nos connaissances, des estimations sur le rôle direct et indirect des lombriciens dans les migrations endogées. Trois constats préliminaires doivent être énoncés.

1) Le peuplement lombricien n'est qu'une partie qui, avec son milieu, forme un ensemble fonctionnel. Il est à la fois sélectionné par son environnement et inversement modifie cet environnement : l'importance de la biomasse lombricienne, souvent comparable à celle des microorganismes, "marque" profondément la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

2) Selon la nature du milieu, le peuplement varie en niveau. Ce niveau reflète grosso-modo l'importance de son activité car les exigences de maintenance (nourriture, reproduction) sont approximativement égales, à biomasse égale, dans un même type climatique.

3) Selon le passé du milieu, le peuplement varie. La faune présente est la résultante d'une importante diversification (notamment au Tertiaire) et d'actions plus ou moins dégradatrices telles les glaciations du Quarternaire, l'enrésinement, les pesticides, etc., ou agradatrices comme les migrations recolonisatrices, etc. Le niveau, dépendant de l'adaptation locale des animaux (souvent de 4 à 7 espèces), varie donc beaucoup en fonction du passé qui peut expliquer certains mor à activité lombricienne superficielle et mull où plusieurs tonnes de lombriciens brassent le sol.

(*) Laboratoire de Zooécologie du Sol, I.N.R.A., 17 rue Sully, 21034 Dijon.

Pour les raisons indiquées ci-dessus, la *nature* et le *niveau* des peuplements doivent donc être décrits. La nature le sera en termes de catégories écologiques – évitant de parler du rôle *du* vers de terre, ce qui est absurde. Les trois catégories, qui ne doivent pas être prises comme des boîtes fermées mais comme des pôles évolutifs (adaptatifs, fonctionnels), ont été distinguées récemment (1969). Ce sont : 1) les *épigés* : souvent pigmentés de rouge, vivant dans la litière, les troncs, les fèces, etc., à reproduction intense et croissance rapide, incapables de fouir le sol ; 2) les *endogés* : apigmentés, consommant la terre et la matière organique incorporée à celle-ci et, typiquement, ne montant pas en surface et ne faisant pas de turricules ; 3) *les anéciques* : à pigmentation foncée, aux galeries ouvertes et subverticales, consommant les litières et rejetant les turricules en surface, tout en brassant la matière organique avec les horizons profonds : ce sont les principaux responsables des mouvements verticaux (dus aux lombriciens) de fluides et solides dans le profil. Le niveau sera décrit en terme de biomasse (B) qui, pour suivre une pratique zoologique, sera exprimée en *p*oids, tube digestif *p*lein de matière *h*umide (pph), tandis que les autres quantités végétales ou de sol le seront en matière sèche (ps) : par exemple, une remontée de turricules de 70 kg/kg B/an signifie qu'une biomasse fraîche de lombriciens de 1 kg remonte en surface 70 kg de fèces p.s./an.

II. ACTION PHYSIQUE

2.1. Processus

L'action physique des lombriciens sur les sols peut, du point de vue des migrations organo-minérales, se décomposer en trois types :

1) un brassage-dilacération intervenant lors des diverses étapes associées à la prise de nourriture et au transit intestinal des éléments ingérés ;
2) des mouvements d'ascension résultant de remontées de sols initialement ingérés plus profondément mais déféqués plus haut ;
3) des mouvements enfouissant, relevant du mécanisme inverse de celui décrit en 2) mais aussi de l'enfouissement de l'ensemble de la surface du sol sous les turricules (= fèces déposées en surface).

2.2. Brassage-dilacération

Les lombriciens ingèrent, en proportions variables, la fraction organo-minérale du sol (fraction liée) et de la matière organique morte (= nécromasse) libre. Cette nécromasse libre peut avoir diverses origines végétales (feuilles, branches, troncs, racines) ou animales. Les quantités globales *ingérées* sont encore mal estimées car elles impliquent la mise en place d'observations quantitatives *in situ* (les expériences de laboratoire étant suspectées d'être trop perturbantes). Pour les anéciques, dont l'alimentation peut être marquée *in situ*, une première approximation a été avancée : 221 kg/kg B/an (Joannes et Kretzschmar, sous presse) confirmant les estimations de Graff (1971) qui a établi un transit de 267 kg/kg B/an pour *Lumbricus terrestris L.* (em. Sims).

Pour les épigés et endogés, aucune connaissance directe de ce volume total ingéré n'est disponible. Toutefois, au laboratoire, ou en essais semi-naturels, il apparaît que la durée de résidence du contenu du tube digestif (= endentère) est d'autant plus brève que le milieu est pauvre en matière organique (2,4 à 7 h pour un endogé géophage et 16 heures de transit pour *Eisenia fetida* épigé étudié par Van Gansen, 1963). Ainsi, deux stratégies alimentaires semblent se dessiner : un traitement rapide exploitant les éléments quasi assimilables dans le sol avant ingestion chez les géophages et une véritable digestion poussée chez les consommateurs de matière organique presque pure. On peut provisoirement dégager de ces données que les endogés ont un brassage 100 % supérieur à celui des anéciques et les épigés 50 % inférieur.

La nature des éléments ingérés varie évidemment avec les espèces. Des études préliminaires (densité du contenu : Bouché, 1967, ou nature du contenu : Bouché et Kretzschmar, 1974 ; Piearce, 1972 ; Ferrière, sous presse) permettent de constater d'importantes variations de la partie organique en fonction des catégories écologiques, des espèces, des stades, des disponibilités nutritionnelles, etc. Les ordres de grandeur sont d'environ 60 % du total ingéré pour les épigés, 20 % pour les anéciques et 10 % pour les endogés. Nous arrivons par le calcul au tableau approximatif suivant (en kg de matériaux brassés et dilacérés par an et par kg de biomasse lombricienne) :

Catégories	Fraction organo-minerale dense	Nécromasse libre	Total
Epigée	40	60	100
Anécique	160	40	200
Endogée	360	40	400

La nécromasse est de la matière organique séparable à la densité de 2. Cette matière organique provient en partie de la litière (nécromasse épigée). Dans les écosystèmes à haute population et à mull, l'apport annuel superficiel est de l'ordre de 4 à 5 T/ha/an (Galoux, 1953 ; Rapp, 1971) et cette litière est totalement ingérée en quelques mois (dès la saison favorable) par les lombriciens et en partie décomposée par d'autres mécanismes (activité des micro-organismes, etc.). Environ 50 % de cette litière serait ingérée (mais non digérée !) et brassée par les anéciques dans certaines stations forestières (Bouché, 1978), ce qui donnerait en admettant la valeur d'une tonne poids frais d'anéciques/ha une masse de matière organique épigée fraîche libre (M.O.F.L.) ingérée par les anéciques d'au moins 2 kg/kg B/an, valeur que nous avons pu recouper en prairie (Bouché et Beugnot, 1979).

Nous observons ici une apparente incohérence dans les résultats. En partant, pour les anéciques, des volumes de sol ingérés annuellement et de la composition moyenne estimée (20 % de matière organique figurée), nous obtenons une ingestion de nécromasse libre de 40 T/ha/an ! c'est-à-dire 5 fois la production végétale figurée morte émanée dans le milieu si l'on admet une production racinaire équivalente à celle de la litière. Cette contradiction apparente peut s'expliquer par trois hypothèses :

1) la production végétale figurée est sous-estimée,

2) nos estimations sont surévaluées,

3) les lombriciens reconsomment plusieurs fois la matière figurée.

Il est difficile de discuter les points 1 et 2 qui inconstestablement ne peuvent pas être totalement écartés... mais également ne peuvent expliquer seuls ce rapport de 5. La consommation de matière organique libre *fraîche* (M.O.L.F.) par exemple sous forme de litière fournie au laboratoire peut atteindre 5 kg/kg B/an (Zajonc, 1972 recalculé sur 300 jours d'activité) mais rapportée aux conditions de terrain, celle-ci serait de 2 kg/kg B/an (Bouché, 1978, recalculée d'après Satchell, 1967) ce qui est inférieur aux besoins métaboliques prévisibles de cette biomasse de l'ordre de 5 kg/kg B/an (voir § 3.3). La compétition (résultant de l'absence de nourriture) entraîne effectivement une augmentation de l'activité de fouille et la reprise de la nécromasse libre "ancienne" dont seulement une faible fraction est assimilable à chaque passage. Ceci explique l'intense activité pédogénétique des endogés et des anéciques en période de famine (= recherche de nourriture). Par ailleurs, Ferrière vient de montrer que les formes juvéniles d'anéciques (représentant quelque 36 % de la biomasse anécique) ne peuvent consommer les fragments végétaux figurés mais seulement de petits débris ou des micro-organismes dont les algues.

Ces ingestions et brassages successifs avec la fraction minérale entraînent conjointement avec l'action des micro-organismes une minéralisation : les éléments minéraux et leur disponibilité biologique (= assimilables) sont fortement redistribués par ce transit. Ainsi Graff (1971) a montré que dans les 10 cm superficiels d'une prairie (programme P.B.I. de Solling), 25 % de l'horizon étaient des rejets caractérisables. Ceux-ci contenaient C = 42,1 % du C du sol, N = 33,8 %, P = 33,8 % (67,5 % P assimilable) et K = 31,4 % (68 % K assimilable). Le rapport C/N des rejets (= 16) illustre une incorporation de matière organique figurée malgrè une décomposition plus ou moins avancée de ces rejets (sol = 11).

2.3. Mouvements ascendants de sol

Les féces déposés par les lombriciens dans les horizons ou à la surface (= turricules) proviennent de divers horizons ; ceci est évident à l'observation, leur coloration traduisant souvent une origine différente de l'horizon dans lequel ils ont été déposés. Il faut toutefois constater (Bouché, 1975) que ces mouvements doivent se faire essentiellement vers le haut pour compenser le tassement favorisé du reste par la fragilisation résultant du minage des lombriciens. Les lombriciens ont besoin pour vivre d'un minimum d'espace libre (macropores) dans le sol.

Pour les épigés, vivant dans les horizons holorganiques, généralement non tassés et d'épaisseur limitée, il n'y a pas de déplacements verticaux sensibles. Pour les anéciques, vivant profondément (jusqu'à 6 m pour certains !) et remontant en surface pour consommer la litière, le maintien en périodes d'activité d'un volumineux réseau de galeries est indispensable. Ce réseau doit être constamment entretenu et, globalement, le tassement ou l'effondrement de celui-ci est compensé par la production de turricules caractéristiques. Pour des raisons éthologiques ou physiologiques pas toujours bien comprises, les lombriciens consomment des sols d'origine profonde. Les logettes de diapause (volume environ = 1 dm^3/kg B/an) creusées vers moins 60 cm sont ainsi établies chaque année puis comblées de féces d'origine "supérieure". D'une façon générale, on observe en moyenne une production annuelle de turricules d'anéciques de l'ordre de 60 kg/kg B/an. On peut penser que la terre est d'origine

superficielle (6 premiers centimètres) en prairie (tassement par le bétail) tandis qu'elle est d'origine plus profonde en forêt (tassement "latéral" des racines).

Pour les endogés typiques la situation est différente : nombre de géophages déposent leurs féces dans la galerie qu'ils viennent d'ouvrir par ingestion ou dans d'autres pores. Toutefois, certains endogés laissent derrière eux des galeries plus ou moins complètes. Faute d'informations plus précises, on peut penser que les macropores, créés essentiellement par les anéciques, proviennent des horizons proportionnellement à la distribution verticale de leur biovolume, c'est-à-dire à celle de leur biomasse. Notre étude de Cîteaux nous donne un profil d'origine dérivée de celui des biomasses (en dessous de 60 cm, il s'agit d'extrapolations) (voir § V). D'autres mécanismes de remontée sont évidemment possibles.

2.4. Mouvements descendants de sol

Nous avons vu qu'une quantité de sol d'horizons profonds était remontée dans les horizons plus superficiels et compensée par des "descentes" équivalentes. Ces mouvements internes sont inconnus. Par contre, le minage des galeries de lombriciens entraîne avec le tassement une descente des horizons vers le bas d'autant plus importante qu'ils sont superficiels. Il est possible de calculer la vitesse de descente annuelle des divers niveaux du sol (cf. § V). De cette manière les gros éléments (cailloux, dalles, troncs, etc.) *descendent* dans le sol, comme l'avait déjà signalé Darwin (1882) qui a rapporté de très nombreuses observations à cet égard. Pratiquement les éléments finissent par s'enfouir de 25 à 30 cm, en surface rapidement (quelques décennies font disparaître les cailloux), puis beaucoup plus lentement en profondeur (pour les blocs de grande taille).

Signalons enfin l'étude de Graff (1967) qui parvint à quantifier, dans une station, les éléments déposés par défécation sur les parois des galeries entre – 25 et – 125 cm par *Lumbricus terrestris* (par hectare : 65 kg N, 30 kg P, 5 kg K, 69 kg Ca).

2.5. Organisation spatiale des mouvements

Le fait que les lombriciens retraitent successivement environ 5 fois le même mélange matière organique libre/sol conduit à une représentation des mouvements de sol assez complexe: l'incorporation de matière organique-énergie est, sous forme de fragments de litière ingérée, de l'ordre de 2 kg p.s./kg B pour les anéciques agés, à laquelle s'ajoute l'incorporation par les racines et les pluviolessivats (voir Dietz et Bottner, même livre) ; ceci conduit à un mélange qui subit de la part des anéciques juvéniles et des endogés une série de retraitements intestinaux alternant avec des incubations microbiennes. A la limite, tout se passe comme si les lombriciens "broutaient" les microbes dont ils favorisent la croissance. Ce mélange de sol biostimulé n'est pas uniformément distribué : important près de la surface, il diminue en profondeur en se digitant (galeries, logettes, etc.) au milieu d'un sol inerte. C'est ce réticulum biostimulé qui contiendrait l'essentiel des micro-organismes et racines.

III. ACTION VIA LE METABOLISME

3.1. Processus

Les mouvements d'éléments via le métabolisme sont ceux qui s'effectuent après une assimilation (prise en contrôle génétique des aliments par l'organisme fonctionnel : le métabolon) puis après une émanation qui libère dans le milieu ces éléments plus ou moins modifiés ou recombinés. Il ne faut donc pas confondre ce qui transite dans le tube digestif (traité au § II) et ce qui est flux métabolique. Cette émanation se fait chez les lombriciens sous trois formes : une forme radiative, essentiellement perte de chaleur (énergie dégradée du métabolisme) dont nous ne parlerons pas ici ; une forme tissulaire de cadavres, amputats, cocons morts, etc. ; une forme moléculaires d'excrétats divers (enzymes, mucus, urée, ammoniaque, concrétions de carbonate de calcium) et de gaz. Nos connaissances dans ce domaine sont très fragiles.

3.2. Elimination tissulaire

La démographie des lombriciens en climat tempéré reste inconnue et largement déductive. Lavelle (1978), en savane tropicale, a obtenu une masse impressionnante d'informations sur la structure des peuplements.

Une autre approche consiste à observer le taux de mortalité des lombriciens in situ grâce à un marquage coloré. Connaissant le niveau du peuplement (et les variations de ce niveau) et les départs sous forme de cadavres, il est

possible d'établir le renouvellement des tissus vivants, de connaître la masse de cadavres libérée dans le milieu.

Un travail préliminaire de Mazaud (1979) pour la mise au point du marquage des lombriciens a permis d'obtenir une première idée de la mortalité des adultes et animaux de grande taille pour une série d'espèces banales par une observation directe des migrations et disparitions (la mortalité observée est bien inférieure aux estimations retenues en milieu tropical) ; une quantité de tissus cadavérisés égale à une fois la biomasse semble, en attendant des données plus précises, un ordre de grandeur raisonnable. La composition des tissus de ces mêmes lombriciens a été étudiée par Mademoiselle Chaudonneret et donne des valeurs variant assez peu entre espèces (tableau I).

Le C/N moyen des lombriciens étant de 4,6 (Bouché, 1967) ou 4,33 (Bachelier, 1973) nous retiendrons ici 4,5, ce qui donne une composition moyenne en carbone de 51,12 %. Il devient possible de calculer le taux d'élimination de quelques éléments sous forme de cadavres (16,3 g N/kg B/an, 1,5 g P/kg B/an, 73,2 g C/kg B/an) soit environ 20 kg N, 2 kg P et 90 kg C par hectare et par un an pour un peuplement moyen. Ces valeurs, probablement minorées, restent cependant négligeables face aux excrétions.

3.3. Excrétion

L'activité métabolique des lombriciens est encore aujourd'hui inconnue par observation directe dans la nature. Une première méthode d'approximation – classique au cours du Programme Biologique International – a été obtenue par extrapolation des données respirométriques au champ, en négligeant le travail, pourtant considérable, des animaux. Les calculs de flux élémentaires qui dérivent de telles approches négligent aussi usuellement les excrétats surtout mucus protéiques (El Duweini et Ghabbour (1971)).

Ferrière, en utilisant des vers marqués ^{15}N dans leur sol d'origine au laboratoire, vient d'établir une estimation préliminaire qui, extrapolée après correction "au champ", est d'environ 600 g N/kg B/an. En admettant des assimilats très riches en azote et un C/N de 5 cela nous donne un flux de carbone d'environ 3 000 g C/kg B/an. Les calculs par la voie respirométrique attribuent classiquement à l'élimination par CO_2 autour de 250 g C/kg B/an. Ces nouveaux résultats créent un hiatus qui illustre qu'il est impossible d'ignorer le *travail animal* dans les bilans énergétiques... ce qui était prévisible (Bouché, 1977). Les ordres de grandeur en cause suggèrent l'importance de l'excrétion protéique et expliquent la richesse en protéolytiques des parois des galeries des lombriciens (Loquet *et al.*, 1977). Ces ordres de grandeur qui doivent être confirmés directement au terrain modifient néanmoins sérieusement notre conception de la part énergétique qui est dégradée dans les sols par les lombriciens : ceux-ci ne doivent plus être regardés seulement comme des stimulateurs des micro-organismes mais comme jouant, dans un travail synergique avec ceux-ci, un rôle propre non négligeable dans la minéralisation, voire la réorganisation des éléments chimiques biogènes.

TABLEAU I

Principaux constituants des lombriciens

Catégorie écologique	Espèce	Eau % phvc	Extraits lipidiques % psvc	dont Acides gras % psvc	Protéines % psvc	Cendres % psvc	Azote % psvc	Phosphore % psvc	Calcium % psvc
Epigé	L. castaneus	87,5	14,2	5,9	74,0	7,5	11,8	1,3	0,7
Endogé	A. rosea	83,0	12,8	6,0	64,7	4,8	10,3	0,9	0,4
Endogé	A. icterica	86,0	12,0	5,2	77,3	4,6	12,4	1,0	0,3
Anécique	N. longus	85,5	12,6	6,1	68,2	6,6	10,9	1,0	0,4
Anécique	N. nocturnus	86,4	12,7	6,5	71,1	7,0	11,4	1,0	0,5
Endogés	"MOYENNE"	84,5	12,4	5,6	71,0	4,7	11,4	1,0	0,4
Anéciques	"MOYENNE"	86,0	12,7	6,3	69,7	6,8	11,2	1,0	0,5
TOTAL	"MOYENNE"	85,7	12,9	5,9	71,1	6,1	11,4	1,0	0,5

(phvc = poids calculé de lombriciens tube digestif vide ; psvc = même référence en matière sèche)

IV. MODIFICATION DES CONDITIONS DE MIGRATION

La migration des éléments dans les sols dépend de multiples facteurs pédologiques, biologiques et climatiques. Outre leurs actions directes mécaniques et écophysiologiques, les lombriciens modifient leur environnement, transforment les propriétés de celui-ci vis-à-vis des migrations organo-minérales "classiques" (lessivage, absorption racinaire, etc.) et provoquent des modifications qui touchent la microflore, la nature de l'humification, les caractéristiques physiques du sol, les mouvements des fluides et le niveau de l'enracinement.

4.1. La vie microbienne

La vie microbienne est grandement affectée par divers mécanismes : une action directe par destruction sélective de certains germes, telles les algues (Atlavinyte et Pociene, 1973 ; Nekrasova *et al.*, 1976) qui peuvent servir d'apport nutritionnel aux lombriciens en élevage (Ferrière, sous presse), une action directe sur les antibioses (Ruschman, 1953) et certains effets indirects tels les mélanges de sols/litières qui constitue le microbrassage du tube digestif. Ces effets varient en qualité d'une espèce à l'autre, tel le rapport matière organique libre/reste du sol (Bouché et Kretzschmar, 1974), ou encore un choix alimentaire parmi la litière (Ferrière, sous presse). Les excrétions dans le tube digestif d'enzymes, d'ammoniaque (Tellinghast, 1967), etc., contribuent à compléter ce bouleversement profond du statut des micro-organismes au cours du transit intestinal. Après ce transit, les féces subissent une évolution rapide avec une succession de microflores, variable en fonction des mélanges initiaux et des conditions d'environnement. Enfin, l'activité mécanique de brassage et de création de pores donne à la vie microbienne un cadre environnemental lombricogénéré (aération, apport nutritionnel, vie en profondeur possible : température, humidité) y compris avec des apports nutritionnels particuliers notamment protéiques (cf. § 3.3) favorisant les protéolytiques et les fixateurs d'azote, aérobies et libres (Loquet *et al.*, 1977). Tous ces effets retentissent sur les qualités du sol dont les types d'humus.

4.2. Types d'humus

La migration des éléments dans le sol dépend largement des types de minéralisation, d'humification-deshumification qui prévalent dans ce sol et dont on peut observer une résultante : le type d'humus qui dépend de multiples facteurs (Bouché, 1975). La faune interagissant étroitement avec les autres éléments du milieu, de nombreuses facettes pourraient être évoquées ici : je n'en évoquerai que trois.

– D'abord, un constat ancien (Muller, 1879, 1884 ; Bornebush, 1930) : la relation très fréquente entre humus évolué (mull) et lombriciens en climat tempéré. J'ai pu étendre cet aspect sur 1 255 sites couvrant la France et montrer que cette relation n'est déterminante que pour les *anéciques* : pas une espèce anécique française (capturée au moins en 5 sites) n'a une présence moyenne dans les sols ayant un C/N supérieur à 13. Par la méthode ponctuelle utilisée, la fréquence de capture dépendant aussi des niveaux de peuplements, on peut constater que dans la variété des climats et sols de France, il y a une relation forte entre anéciques et mull (Bouché, 1972). Un raisonnement de type cause-effet peut être tenté par certains : schématiquement, les anéciques ne se développent qu'en présence de mull ou inversement, les anéciques, par leur impressionnant travail de labour et d'activation microbienne, sont la cause de ces mull. Ces deux interprétations sont également erronées en raison de leur caractère simpliste ; en fait, il s'agit d'un système complexe de multiples facteurs (minéralogiques, floristiques, climatiques, historiques, microbiologiques et faunistiques) interagissant entre eux. Ceci conduit à deux constats : s'il y a mull actif, c'est qu'il y a une bonne adéquation des facteurs énumérés ci-dessus ; s'il y a des cycles d'éléments ralentis, il y a inadéquation et celle-ci *peut être* due à l'absence d'anéciques adéquats. Ainsi l'introduction accidentelle de Lombricides au Canada a entraîné une modification des profils et mouvements de sols (Langmaid, 1964).

– Le deuxième constat, bien qu'expérimental, est le suivant : l'action lombricienne accélère la disparition de la matière organique libre du sol et accroît, par rapport à la seule fermentation, la formation de complexes argilo-humiques (fraction lourde) de plus de 25 % (Monnier et Jeanson, 1965).

– Le troisième constat a également trait à des données expérimentales dont l'extrapolation au champ n'est pas facile ; les travaux de Bachelier (1972 ; 1973 et 1975) sur l'humification ont illustré l'importance des apports chimiques assurés entre autres par les cadavres d'animaux riches en certains acides aminés importants. Bachelier conclut que la moitié de l'humification dans un sol occupé par une population d'une

tonne poids frais de lombriciens est dépendante de la cadavérisation produite. On voit ainsi que si le mouvement des éléments via les cadavres des lombriciens peut être quantitativement négligeable, celui-ci est plus important par la qualité de ces produits stimulant et modifiant l'activité microfloristique.

4.3. Mouvements de fluides et particules associées

Nos connaissances sont très sommaires en matière de mouvements de fluides. L'important réseau de galeries créé notamment par les anéciques (environ 3 km de galeries/kg B) conduit à une macroporosité, facilite l'entraînement de fluides (air, eau) ou même semi-fluides (les bouses de vache liquéfiées par les pluies !). J'ai pu faire couler dans une seule galerie (d'un ver géant du midi) 100 litres d'eau en milieu argileux saturé sans obtenir de débordement : cette galerie appartient probablement à un réseau d'écoulement. Ehlers (1975) a observé un écoulement de 1 $l/m^2/mn$ par les galeries d'anéciques, cet écoulement permettant d'atteindre 1,90 m. A ces écoulements sont associés assurément les entraînements d'éléments en profondeur, ce qui pourrait constituer le principal mécanisme de "tassement" des horizons profonds. Nous n'en avons aucune quantification.

V. EXTRAPOLATION ET CONCLUSION

Au cours de ce document, j'ai été amené à confronter des données contradictoires variant parfois de 1 à 10, ce qui n'a rien d'étonnant dans la situation encore confuse de la géodrilogie (= science des lombriciens) écologique.

Je livre en conclusion, dans le tableau II, quelques chiffres qui permettent de se faire *actuellement* une opinion sur les ordres de grandeur en cause dans les transferts d'éléments dans le sol. Pour cela on retiendra :

1) les valeurs de trois grandes catégories écologiques exprimées en biomasses, tube digestif plein, correctement mesurées (cf. Bouché et Gardner, en prép.),
2) la distribution verticale des activités supposées proportionnelles à la distribution des biomasses à Cîteaux (station d'étude), (une bio-

TABLEAU II

Distribution des lombriciens en fonction du profil et principales activités pédologiques estimables par horizon.

HORIZON :	Litière	0	20	40	60	80	100	120	140	Peuplement type
BIOMASSE %										
Anéciques	0	62,9	22,9	8,9	3,3	1,3	0,5	0,2	ε	100 %
Endogés	0	76,3	15,7	8,0	ε	ε	-	-	-	100 %
Epigés	100 (1)	ε (1)	ε	ε	-	-	-	-	-	100 %
REMONTEE DE TERRE										
kg terre/m^2/an	5,6	3,52	1,39	0,50	0,19	0,07	0,03	0,01	-	-
DESCENTE HORIZON										
mm/an		4,60	1,67	0,60	0,18	0,02	-	-	-	-
TERRE BRASSEE										
g p.s./m^2										
Epigés NL	40	ε	-	-	-	-	-	-	-	40
Epigés MM	60	ε	-	-	-	-	-	-	-	60
Anéciques NL	1 200	1 812	660	256	95	37	14	6		3 080
Anéciques MM	4 400	(2) 7 246	2 638	1 025	380	150	58	23		15 920
Endogés NL	0	610	126	64	-	-	-	-		800
Endogés MM	0	5 493	1 130	576	-	-	-	-		7 200
Total NL	1 240	2 422	786	320	95	37	14	6		4 920
Total MM	4 460	12 739	3 768	1 601	380	150	58	23		23 180
Total total	5 700	15 161	4 554	1 921	475	187	72	29		28 100

(1) en fait sur 2 ou 3 cm de profondeur, (2) enfouissement 200 g/m^2/an. NL = nécromasse libre, MM = fraction organo-minérale dense. Le peuplement libère en outre par m^2 environ 21 g N/an et 93 g C/an sous forme de cadavres et environ 600 g N/m^2 en excrétats plus ou moins carbonés (urée, ammoniaque, mucus).

masse moyenne d'un mull moyennement actif composé de 1 000 kg B/ha d'anéciques, 200 kg B/ha d'endogés, 10 kg B/ha d'épigés, servant de référence pour calculer les effets totaux d'un peuplement lombricien).

REFERENCES

ATLAVINYTE O. et POCIENE C. (1973). – L'effet des lombriciens et de leur activité sur la quantité des algues telluriques (en Russe). *Pedobiologia*, **13**, 6, 445-455.

BACHELIER G. (1972). – Etude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. *I. Trav. doc. O.R.S.T.O.M.*, **14**, 1-175.

BACHELIER G. (1973). – Etude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. *II. Trav. doc. O.R.S.T.O.M.*, **30**, 1-80.

BACHELIER G. (1975). – Importance de la nature stéréochimique des acides aminés dans les processus d'humification. *Rev. écol. biol. sol*, **12**, 1, 383-392.

BORNEBUSCH C.-H. (1930). – The fauna of forest soil. Pet. Forsttige Forsogsvasen, **11**, 1-158.

BOUCHE M.B. (1967). – Etablissement et comparaison de diverses bioquantités pour trois espèces de *Lumbricidae*. C.R. coll. dynamique de la biocénose du sol, "Progress in soil biology", North-Holland publ. co., Amsterdam, 595-600.

BOUCHE M.B. (1972). – Répartition des vers de terre appréciée par le rapport carbone-azote dans les types d'humus en France. *In* C.R. du IV Colloquium Pedobiologiae, Dijon, septembre 1970, éd. I.N.R.A., *Ann. zool.- écol. anim.*, 71 - 7, 481-492.

BOUCHE M.B. (1975a). – Fonctions des lombriciens. III. Premières estimations quantitatives des stations françaises du P.B.I., coll. biologie du sol, Montpellier, 27 mai - 2 juin 1973. *Rev. écol. biol. sol*, **12**, 1, 25-44.

BOUCHE M.B. (1975b). – Action de la faune sur les états de la matière organique dans les écosystèmes. *In* Kilbertus *et al.* "Humification et biodégradation", éd. Pierron, Sarreguemines, France, 157-168.

BOUCHE M.B. (1977). – Ecologie et paraécologie ; peut-on estimer la contribution de la faune du sol aux cycles des éléments biogènes ? *In* U. Lohm et T. Persson "Soil organisms as components of ecosystems". Proc. 6th int. coll. soil zool. *Ecol. bull.* (Stockholm), **25**, 157-163.

BOUCHE M.B. (1978). – Fonctions des lombriciens. I. Recherches françaises et résultats d'un programme forestier coopératif (R.C.P. - 40). *Bul. scient. Bourgogne*, **30**, 139-228.

BOUCHE M.B. et BEUGNOT M. (1979). – Action du chlorate de soude sur un peuplement de lombriciens. Phytiatrie – phytopharmacie.

BOUCHE M.B. and GARDNER R.H. en prép. – Fonctions des lombriciens (earthworm functions). VII. Methodological bias on earthworms estimates.

BOUCHE M.B. et KRETZSCHMAR A. (1974). – Fonctions des lombriciens. II. Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station R.C.P. – 165/P.B.I.). *Rev. écol. biol. sol*, **11**, 1, 127-139.

DARWIN C.R. (1881). – The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. Ed. John Murray, London, 1-326.

DARWIN C.R. (1882). – (traduction française de Darwin, 1881). Rôle des vers de terre dans la formation de la terre végétale. Ed. Reinwald, Paris, 1-257.

EHLERS W. (1975). – Observations on earthworms channels and infiltration on tilled and untilled loess soil. *Soil sci.*, **119**, 3, 242-249.

EL DUWEINI K.A. et GHABBOUR S.I. (1971). – Nitrogen contribution by live earthworms to the soil. *In* IV coll. Pedobiologiae, Dijon, 14/19-IX-1970, I.N.R.A. publ. 71-7, 495-501.

FERRIERE G. (sous presse). – Fonctions des lombriciens. VIII. Une méthode d'analyse de la matière organique végétale ingérée. *Pedobiologia.*

GALOUX A. (1953). – (cité par Satchell, 1967). *Trav. stn. rech. Groenendael*, ser. A, **8**, 1-235.

GANSEN P. van, (1963). – Structures et fonctions du tube digestif du lombricien *Eisenia foetida* Sav. *Ann. soc. zool. Belg.*, **93**, 1-120.

GRAFF O. (1967). – Ueber die Verlagerung von Nährelementen un den Unterboden durch Regenwurmtätigkeit. *Landwirtschaft. Forsch.*, **20**, 2/3, 117-127.

GRAFF O. (1971). – Stickstoff, Phosphor und Kalium in der Regenwurmlosung auf der Wiesenversuchsfläche des Sollingprojektes. *Ann. zool. - écol. anim.*, n.h.s., 71-7, 503-511.

JOANNES H. et KRETZSCHMAR A. en prép. – Etude du transit intestinal des lombriciens anéciques. III. Modélisation et quantification.

LANGMAID K.K. (1964). – Some effects of earthworms invasion in virgin podzols. *Canad. j. soil sci.*, **44**, 34-37.

LAVELLE P. (1978). – Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Ed. lab. zool. E.N.S., Paris, 1-301.

LOQUET M., BOUCHE M.B., BHATNAGAR T. et ROUELLE J. (1977). – Essai d'estimation de l'influence écologique des lombriciens sur les micro-organismes. *Pedobiologia*, **17**, 6, 400-417.

MAZAUD D. (1979). – Thèse d'ingénieur-docteur en préparation.

MONNIER G. et JEANSON C. (1965). – Studies on the stability of soil structure : influence of moulds and soil fauna. *In* "Experimental pedology". Proc. 11th easter school agric. sci. (Univ. Nottingham), 244-254.

MULLER P.E. (1878-84). – Studier over Skovjord, som Bidgrad til Skovdyrkningens Theorie. *Tidsskuft for Skovbrug*, **3**, (1879), 7 (1884). Traduit en français : Recherches sur les formes naturelles de l'humus. *Ann. sci. agron. fr. étrang.*, **1**, 1-351 (1889).

NEKRASOVA K.A., KOZLOVSKAYA L.S., DOMRACEVA L.I. et SHTINA E.A. (1976). – The influence of invertebrates on the development of algae. *Pedobiologia*, **16**, 256-297.

PIEARCE T.G. (1972). – The calcium relations of selected *Lumbricidae*. *J. anim. ecol.*, **41**, 1, 167-188.

RAPP H. (1971). – Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. *Recherche coopérative R.C.P. 40/C.N.R.S.*, **2**, éd. C.N.R.S., 29-188.

RUSCHMAN G. (1953). – Ueber Antibiosen und Symbiosen von Bodenorganismen und ihre Bedentung für Boden Fruchtbarkeit. *Regenwurm-Symbiosen und Antibiosen. Z. Acker. u. Pflban.*, **96**, 201-218.

SATCHELL J.E. (1967). – *Lumbricidae*. *In* "Soil Biology", ed. Burges et Raw, Academic Press, London, 259-322.

TELLINGHAST E.K. (1967). – Excretory pathways of ammonia and urea in the earthworms *Lumbricus terrestris* L. *J. exp. zool.*, **166**, 295-300.

ZAJONC I. (1972). – Participation des lombrics (*Lumbricidae*) dans la libération des éléments minéraux des feuilles mortes d'une forêt de hêtres et de chênes. *In* IV coll. Pedobiologiae, Dijon, 14/19-IX-1970, I.N.R.A. publ. 71-7, 387-395.

BIBLIOGRAPHIE

Outre la bonne synthèse de Satchell, 1967 (op. cit.), on peut consulter :

BACHELIER G. (1978). – La faune des sols, son écologie et son action. *Initiations, doc. techn. O.R.S.T.O.M.*, 38, 1-390.

BOUCHE M.B. (1972). – Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ed. I.N.R.A., *Ann. zool. - écol. anim.*, numéro spécial, 72 - 2, 1-671.

EDWARDS C.A. et LOFTY J.R. (1972). – Biology of earthworms. Ed. Chapmann and Hall, 1-283.

GRAFF O. (1964). – Untersuchungen über die Bodenfauna un Ackerboden. Habilitations. Landwirtschaft. Fak. Justus Liebig-Universität, 1-107.

DISCUSSION

P. TREHEN : Quelle est la part des galeries de vers de terre et celle des galeries de micromammifères dans différents types de sols ?

M.B. BOUCHE : Je suis incompétent en ce qui concerne les galeries de micromammifères. Les deux systèmes sont difficilement comparables car :

1) Les lombriciens ont une répartition très généralisée, celle des micromammifères (taupe, spalax, campagnol terrestre, etc...) est relativement localisée.

2) Les micromammifères font de gros terriers très peu nombreux et les lombriciens un réseau très dense de galeries relativement fines. Les remontées de terre sont de l'ordre de 7 kg/m^2/an et le volume de galeries de 10 1/m^2 pour une population très moyenne (moyenne générale ?). Je doute que les micromammifères atteignent le 10e de ces valeurs. . . mais je n'ai pas d'éléments de comparaison fondés.

M. LAMOUROUX : Dans quels milieux préférentiels se développent les vers de terre ? Pourrait-on les introduire là où il n'y en a pas ?

M.B. BOUCHE : Ah ! vous touchez là un point très sensible ! J'ai montré (en complétant des travaux antérieurs) que la carence des lombriciens en de nombreux milieux, dits de ce fait "pauvres" (milieux acides, accumulation de litières de conifères, sols asphyxiques, etc. . .) pouvait être très probablement corrigée par la mise en oeuvre d'une technologie nouvelle : l'introduction *raisonnée* de lombriciens pour biostimuler les sols. Hélas, depuis neuf ans, je n'ai pas pu mettre en oeuvre cette technique qui nécessite au début une acquisition technologique non négligeable sur ces limites, compte-tenu de l'extrême variété des souches lombriciennes utilisables et des situations où cette biostimulation serait utile. C'est l'un des moyens potentiels que nous avons d'accroître la production notamment forestière et prairiale. La mauvaise situation géographique de mon laboratoire vis-à-vis de ce problème joint à l'impossibilité de faire juger de façon responsable des programmes de recherches à but appliqué a pour l'instant rendu impossible cette mise en oeuvre.

J. HOUPERT : Peut-on envisager quelles sont (ou seront) les conséquences de la destruction des vers de terre (en terrains cultivés) par les pesticides du sol, notamment les insecticides ?

M.B. BOUCHE : Bien qu'il y ait des situations intermédiaires, on peut schématiquement envisager deux situations extrêmes :

1) Le pesticide n'a pas d'effet létal aux doses d'usage et seuls des effets indirects existeront (rythme et qualité des apports nutritionnels végétaux modifiés par un herbicide par exemple).

2) Le pesticide détruit la population lombricienne.

Dans cette deuxième circonstance, l'effet à court terme peut être apparemment "utile" ; le stock et la qualité de l'azote libérée par les cadavres peut, par exemple, expliquer bien des effets secondaires positifs de pesticides. A moyen terme, par contre, le non enfouissement des résidus de cultures par les lombriciens, la suppression du microdrainage superficiel défavoriseront l'hivernage puis le développement de maints ennemis des cultures par les lombriciens. A long terme, enfin, le sol perdra, selon les circonstances, un nombre important de propriétés dont le "drainage" des galeries profondes (semelles de labour étanches), un accroissement de la battance, etc. . . Il faut donc se méfier des interprétations aveugles des essais, sur le court terme (une saison de culture), ne comportant pas un contrôle du peuplement lombricien.

A. RUELLAN : A-t-on une idée du rôle du tassement dans les sols vis-à-vis du développement des vers de terre ?

M.B. BOUCHE : Oui, on en a une idée, c'est-à-dire des indications et de multiples observations. Un peuplement plurispécifique a des "spécialistes" produisant des turricules (= fèces en surface) qui créent ainsi une microporosité. Sous l'effet du tassement (bétail, véhicules, etc. . .) la proportion de ces turricules croît. En l'absence de spécialistes, d'autres espèces modifient leurs moeurs et produisent en ces circonstances également des turricules. Je ne connais pas la limite du tassement qui réellement arrête le travail de forage des lombriciens mais elle semble très élevée. Les semelles de labour, les blocs tassés de sol existent mais seulement dans les sols à faune de lombriciens nulle ou pauvre, pour des raisons historiques (absence de migrants) ou plus fréquemment à la suite d'un dépeuplement résultant de malpratiques agricoles, notamment l'usage aveugle de pesticides géodrilicides (= destructeurs de lombriciens).